УДК 598.43.34.416: 552.174

А. В. Молодовский

О СТАЙНОМ ПОЛЕТЕ ВЕСЛОНОГИХ, ГОЛЕНАСТЫХ И ФЛАМИНГО

Наблюдения за полетом птиц проводились в Волжско-Каспийском регионе в 1956—1987 гг. Материал собирался по единой методике с учетом всех особенностей стайного построения птиц в полете (Молодовский, 1985а). Всего было учтено более 120 тыс. стай, среди которых около-25 тыс. стай относятся к фламинго, веслоногим и голенастым птицам. Нами было выяснено (Молодовский, 1975а, 1977), что полет стай веслоногих, голенастых и фламинго, как и полет всех других видов стайных птиц, имеет особенности, которые выражаются не только в видоспецифичности образования различными видами птиц тех или иных форм стай в полете, но заключены в преобладании у них двух рядов трансформационных (т. е. переходящих друг в друга) построений — скученных и линейных (рис. 1, 2). К первому ряду относятся беспорядочные (рассеянные и плотные) и упорядоченные стаи (шар, овал или эллипс, капля, запятая, заполненные дуги, клинья, углы и ленты); к ряду линейных построений — цепочка или линия, змейки, скосы, углы, зигзаги, клин, ромб, а также шеренга, волнистый ряд, дуга и круг. Перечисление форм дано в порядке их взаимных переходов внутри обоих рядов. На рисунках указаны только основные формы скученных и простых линейных построений летящих стай. Изображения форм стай сделаны в проекции на горизонтальную плоскость с направлением их полета вверх. Пунктирные линии указывают на часто наблюдаемые (встречающиеся) переходы стайных форм друг в друга, сплошные линии — на большую легкость взаимных перестроений данных форм. Междурядным переходом между скученными и линейными построениями птиц чаще всего является рассеянное построение. Характер строя птиц в полете зависит, главным образом, как от числа птиц в группах (2-10 особей) и стаях птиц численностью от десятка до нескольких тысяч особей, так и от условий полета. Сказывается, в основном, влияние погодных условий, главным образом ветра на форму строя при полете стайных птиц (Молодовский, 1975б), как и время суток, когда совершается полет, его цель (местный полет в поисках корма, дальняя миграция и т. п.), что и определяет окончательно строй птиц в конкретных условиях. Ночью птицы летят беспорядочной рыхлой стаей, часто перекликаясь между собой, а днем оформленной и более компактной. Нами отмечено (Молодовский, 1975б), что форма скученных построений птиц, их обтекаемость, как и угол линейных стай, зависят, в первую очередь, от силы и направления ветра относительно оси летящей стаи. Направление ветра и строй птиц взаимосвязаны: строй птиц наиболее сужен (как бы «обтекаем») при встречном и встречно-боковом ветре и более развернут при попутном и попутно-боковом. В последнем случае повышается «парусность» каждой отдельно летящей в стае птицы. Против ветра птицы летят заостренным строем, а по ветру — тупым или развернутым. При строго боковом ветре строй птиц часто бывает вытянут вдоль ветра (шеренга). Таким образом, птицы используют аэродинамические преимущества формы стаи, как группового построения. При полете строем птицы выстраиваются таким образом, чтобы ветер любого направления минимально затруднял их полет или максимально облегчал его по принятому курсу. С учетом частых смен фигур стаей или мест птиц в них каждая птица имеет преимущество от полета строем перед одиночным полетом в аналогичных условиях. При прямолинейном построении или при полете птиц в линию («вереницей») максимальную нагрузку при любом ветре испытывает впереди летящая птица. Именно наибольшей нагрузкой, испытываемой впереди летящей птицы из-за необходимости выбора дороги (напря-

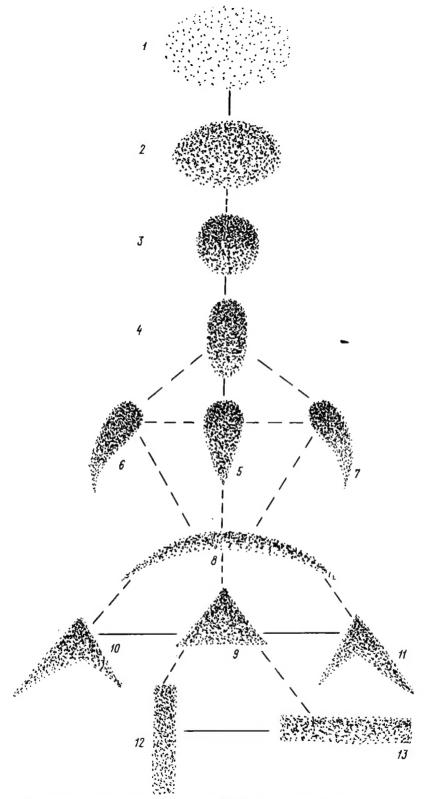


Рис. 1. Скученные построения птичьих стай в полете (схематично, вид сверху, объяснения в тексте):

беспорядочные построения: 1— рассеянное; 2— плотное; упорядоченные построения: 3— шар; 4— овал (эллипс); 5— капля; 6— левая запятая; 7— правая запятая; 8— дуга; 9— клин; 10— левый угол; 11— правый угол; 12— вытянутая лента; 13— развернутая (фронтальная) лента.

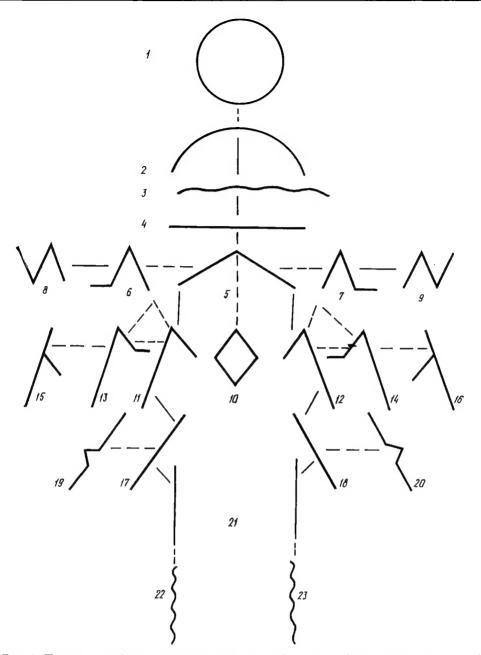


Рис. 2. Простые линейные построения птичьих стай в полете (схематично, вид сверху): I- круг; 2- простая дуга; 3- волнистая линия; 4- шеренга; 5- клин; 6- клин с левой полочкой; 7- клин с правой полочкой; 8- левый зигзаг; 9- правый зигзаг; 10- ромб; 11- левый угол; 12- правый угол; 13- левый угол с полочкой; 14- правый угол с полочкой; 15- левый смещенный угол; 16- правый смещенный угол; 17- левый скос; 18- правый скос; 19- левый скос левым уступом; 20- правый скос с левым уступом; 21- цепочка (линия); 22- левая змейка; 23- правая змейка.

жение внимания), из-за сопротивления воздуха, усиливающегося встречным ветром, русские орнитологи (Мензбир, 1895; Житков, Бутурлин, 1907 и др.) объясняли частую смену ведущей птицы при линейном построении стаи (углом, линией, скосом и т. д.) в полете у журавлей, пеликанов, колпиц, бакланов и других птиц, совершающих дальние перелеты. При этом замена ведущей птицы происходит по-разному: у журавлей, пеликанов, колпиц и некоторых других видов по мере их передви-

жения впереди летящая птица через каждые 4—5 мин отстает и занимает место сзади стаи (линии, скоса, угла и других стреловидных форм стай), а ее место занимает следующая по порядку птица, которая потом, в свою очередь, замещается следующей за ней птицей и т. д.; в отличие от них, у бакланов, летящих над водой цепью происходит смена места «заднего» на «переднего» перелётом через весь ряд (точнее — линию), «так что издали кажется будто черный холст перекатывается по морю». Таким образом, изменение нагрузки, приходящейся на конкретную птицу, летящую в стае, зависит лишь от смены ее места в строю относительно других птиц, от изменения силы и направления ветра. Других аэродинамических выигрышей от стайного построения нет. Предполагаемый многими авторами (Якоби, 1967; Lissaman, Schollenberger, 1970; Hummel, 1973, 1978, 1982, 1983; Higdon, Corrsin, 1978; Hainsworth, 1987) выигрыш стайного построения птиц стреловидной формы (клин, угол и др.) от уменьшения у сзади летящих птиц затрат на создание подъемной силы от использования восходящих «вихревых шнуров», создаваемых по концам размаха летящих впереди или рядом птиц, как это показали наши наблюдения и исследования ряда орнитологов (Berger, 1972; Williams, Klonowski, Berkeley, 1976; O'Malley, Evans, 1982; Heppner, Convissar, Moonan, Anderson, 1985; Hainsworth, 1987, 1988), вряд ли возможен, т. к. при полете птиц строем не сохраняется строго выдержанного места каждой птицы относительно друг друга в течение скольконибудь продолжительного времени и тем более не сохраняется строгого расстояния между летящими в строю птицами, как и оптимальный в аэродинамическом отношении угол (равный 54° 40' по В. В. Шулейкину, 1935) их стреловидного построения, варьируя в больших пределах. Кроме этого, у птиц в составе летящей линейной стаи частота взмахов крыльев постоянно изменяется, а синхронность взмахов крыльев часто нарушается. Поэтому теоретические предположения о том, что полет птиц строем имеет значительную аэродинамическую выгоду для большинства ее членов по сравнению с отдельно летящей птицей явно несостоятельны. К тому же, при дальних перелетах на большой высоте большого числа птиц — разных видов гусеобразных, голенастых (каравайка, колпица и др.), куликов (кроншнепы), как и при местных перелетах больших стай веслоногих (пеликаны, бакланы) и других птиц — в форме клина, углов, линии (вереницы), шеренги, скоса или косяка наблюдается сильное волнообразное колебание птиц в стаях или из стороны в сторону, или сверху вниз. Это происходит, очевидно, от сильного порывистого высотного ветра у гусеобразных и от несбалансированности чередования машущего полета с планированием у веслоногих, голенастых, журавлеобразных и ржанкообразных птиц. Перестройка стай птиц обычно приводит к усложнению или упрощению построений птиц в полете. Это имеет место как при распадении крупных стай на мелкие, так и при обратном процессе — слиянии более мелких стай. Иногда дуги и углы при линейных построениях птиц замыкаются до круга или ромба, долго не сохраняющихся. Кроме этого, некоторые простые формы линейных стай (клин, углы, волнистый ряд и др.) сами распадаются на составные части (скосы, дуги и т. д.) или образуют переходные формы, редко сохраняющиеся продолжительное время. Например, клин, правый и левый углы образуют правый и левый «ложный» клин или угол при отсутствии птиц в центре одной из их сторон. Иногда несколько простых стай (шеренги, скосы, углы и др.) следуют некоторое время близко друг около друга, не соприкасаясь и не сливаясь между собой, создавая тем самым кажущуюся картину усложнения их строя. Птицы, образовав ту или иную линейную форму стаи при дальних перемещениях, летят, как правило, на одном уровне относительно друг друга. Исключения составляют птицы, образующие рассыпной строй, все виды скученных стай и линейные построения птиц при их спуске или подъеме, когда птицы в стае находятся относительно друг друга на разных уровнях, образуя так назы-

5-30

5 - 30

3 - 200

Линейные

Стайные построения веслоногих, голенастых и фламинго в полете Скученные Лиг

Отряды и виды птиц							
	Беспоря- дочные	Упорядоченные					
	Рыхлые и плотные	Запол- ненные углы, клин, дуга и ленты	Цепочка и змейка	Скосы, клин, углы	Шерен- га и волнис- тый ряд	Дуга	Круг
	Преобладающее число птиц в группах и стаях						
	<u> </u>						
ВЕСЛОНОГИЕ							
Пеликаны (кудря- вый и розовый)	редко	30100	2 (3)—50	2 (3)—300	15—50	25—50	30—50
Бакланы (боль- шой и малый)	редко	100—1200	2 (3) 300	2 (3) —400	10—200	10-200) —
ГОЛЕНАСТЫЕ	F ->-		_ (-,	- (-/			
Выпи (большая							
и малая)	5—10		~	2-3			_
Кваква	10-25	15—100	33 10 15	2 (3)—10 2 (3)—20	5—15	5-10	_
Желтая цапля Большая белая	5—25	1550	10—15	2 (3)—20	5—10	5-10	_
дольшая оелая напля	10—150	редко	2 (3)—30	2 (3)50	5—10	5-10	
Малая белая	10 100	редио	2 (0) 00	2 (0) 00	0 10	0 10	
цапля	10—50	редко	2(3)-10	2(3)-50	3—5	35	
Серая цапля	5—15	редко	2(3)-20	2(3)-15	_	5 - 15	10—20
Рыжая цапля	515	редко	2 (3) -5	2 (3)—75	3—5		
Колпица	_	редко	2(3)-25	2 (3) —25	5—10	5—10	_

ваемую «горку». Исключения составляют и все случаи волнообразного колебания птиц относительно друг друга в вертикальной плоскости в их вытянутых линейных построениях.

25—150 25—250 2 (3)—2002 (3)—75

2 (3) -23 2 (3) -252 (3) -50 2 (3) -75

Ранее нами было установлено (Молодовский, 1976, 1978а, 1982, 1985б), что специфичность строя видов птиц связана с их экологическими особенностями, отражающими стереотип поведения птиц при сборе корма. Поэтому построения птиц при поиске и сборе корма стаей, как и во время дальних миграций отражают их видовые особенности. В таблице приведены размерность групп и стай птиц и основные типы стайных построений для отдельных видов веслоногих, голенастых и фламинго в полете. Цифровые показатели в таблице округлены и приводятся лишь простые формы линейных построений, т. к. сложные формы стай (двойные и тройные углы, ступенчатые углы и др.) образуются из тех же простых линейных форм, которые специфичны данным видам птиц (Молодовский, 1975а, 1980, 1981). Наблюдения показали, что у птиц из отряда веслоногих — пеликанов (кудрявый и розовый) и бакланов (малый и большой) при полете группой или стаей в тихую или маловетренную погоду преобладают упорядоченные линейные построения, насчитывающие от нескольких птиц до сотен, реже и тысяч особей. В штормовую погоду и при других неблагоприятных условиях полета (туман, снег и т. п.) птицы образуют скученные, чаще упорядоченные формы стай. В полете как пеликаны, так и бакланы чередуют машущий полет с планированием, что приводит их вытянутые линейные построения к волнообразному колебанию в вертикальной плоскости. Бакланам характерно образование так называемых верениц или «шнуров»: усложненных линейных построений, состоящих из сочетания различных их форм (цепочка, скосы, углы, клин, дуга и т. д.), вытянутых в длину от нескольких сотен метров до нескольких километров. Они образуются сотнями и ты-

Қаравайка ФЛАМИНГО Обыкновенный

фламинго

сячами особей птиц. Вместе с бакланами в одном строю (смешанная стая) изредка при местных перелетах встречаются каравайки и, как исключение — большие белые цапли, кроншнепы, большие улиты и травники. Пеликаны, как правило, смешанных стай не образуют. В полете они могут образовывать круг, когда концы круто изогнутой дугообразной стаи соединяются между собой. При посадке больших скученных стай веслоногих птиц происходит их разделение на небольшие группы от 2 до 12 птиц, образующих микролинейные построения (скосы, углы, цепи и т. д.).

Специфичность построения птиц той или иной экологической группыв полете находится в соответствии с морфо-функциональными особенностями зрения птиц, т. е. с анатомическими характеристиками строения их глаз, выработанными в процессе эволюции под влиянием кормодобывательной активности птиц (Молодовский, 19786, 1979а, 1982, 1985б). Строгость линейных построений веслоногих птиц определяется относительно небольшими углами бинокулярного зрения (угол локации), равным у большого баклана всего лишь 38° и небольшой остротой зрения, косвенным показателем которого является отношение веса глаз к весу тела в процентах, т. к. чем больше размер глаза, тем крупнее изображение на сетчатке и следовательно — птицы с относительно большими глазами имеют большую остроту зрения (Карташев, 1974)*. У большого баклана отношение веса глаз к весу тела равен всего лишь 0,14 % при относительно небольшом угле раскрытия глаза (72°) и угле расхождения оптических осей глаз (114°). Вместе с тем, у веслоногих птиц достаточно большое общее поле их зрения или поле обзора, равное у большого баклана 266°. Это дает им возможность образовывать большое число развернутых линейных построений (шеренга, дуга и др.) даже при большом числе птиц в стае. Особенности строения области острого зрения сетчатки глаз («ареа») веслоногих птиц характеризуется наличием одной ямки ясного видения -- «фовеа», т. е. монофовеальностью с ленточным типом ареа, что способствует их лучшей ориентации в горизонтальной плоскости полета при образовании линейных форм стай.

Из голенастых птиц малая и большая выпи, как правило, больших стай не образуют. Для обычной их ночной миграции характерны беспорядочные рыхлые стаи с небольшим числом птиц. В полете птицы перекликаются. При дневном полете групп в 2-3 птицы наблюдаются линейные формы: скосы, углы, клин, но долго не сохраняющиеся. Из особенностей строения их глаз обращает на себя внимание достаточно большая острота зрения (у большой выпи вес глаз к весу тела составляет 0,53 %, а у малой выпи 1,13 %), и весьма большое общее поле зрения $(131-152^{\circ})$, что позволяет им выстраиваться менее строгими (т. е. «не скованными») построениями. Этому же способствует наличие у них двух светочувствительных ямок или фовеа (центральная и боковая) в области острого зрения сетчатки их глаз. В свою очередь, кваква по характеру своего полета приближается к цаплям, с которыми образует смешанные стаи. Квакве и цаплям характерно образование при полете относительно небольшого числа птиц всех форм линейных построений, включая круг (серая цапля), а при полете большого числа — скученных построений как упорядоченных (т. е. оформленных), так и беспорядочных (чаще всего рыхлых). Цапель при незначительном числе птиц в группе или стае характеризуют в полете очень растянутые линейные построения (скосы, углы и др.), где расстояние между отдельными птицами достигает 10—15 м, а иногда и 25—30 м, что, очевидно, связано с активным поиском обильных кормовых участков с воздуха (Кокшайский, 1959). При этом птицы машущий полет сочетают с медленным планированием, а сам полет сопровождается их криком. По той же причине цаплям в

^{*} Все данные об особенностях строения глаз птиц приведены нами по М. И. Брауде (1968, 1969) и Н. Н. Карташеву (1974, 1976), работы которых содержат рисунки по морфометрии глаз птиц.

большей степени, чем другим рассматриваемым нами видам птиц, свойственно образовывать при полете небольшим числом птиц разновидности простых линейных построений как зигзаг, ромб, скос, угол и клин с «полочкой» (с выступом в бок), так и «ложные» углы, клинья и скосы, где наблюдаются пропуски в строю птиц. Большинство видов цапель родственных видов (например, малая и большая белые) образуют между собой смешанные стаи. Изредка при кормовых перелетах малые белые цапли летят с серыми. Намного реже встречаются смешанные стаи веслоногих и голенастых птиц, в которых с преобладанием одного из видов встречаются одна или несколько особей другого вида. Судя по анатомическим показателям строения глаз серой цапли, у цапель большое поле бинокулярного зрения (до 60°), достаточно велико общее поле зрения (288°) и большой угол раскрытия глаз (94°). Вместе с тем, у них относительно невелики острота зрения (вес глаз к весу тела составляет у серой цапли 0,42 %) и угол расхождения оптических осей глаз (114°). В области острого зрения сетчатки глаз у них расположена только одна центральная ямка (фовеа). Все это хорошо согласуется с наблюдаемыми у них стайными построениями в полете.

По характеру стайного построения в полете колпицы и каравайки ближе стоят к веслоногим птицам (к бакланам и пеликанам), чем к цаплям, образуя главным образом упорядоченные линейные и скученные построения. Машущий полет они чередуют с планированием. Однако, строй их всегда плотный; даже в линейных построениях птицы летят близко друг к другу (т. е. сомкнутыми рядами). Это связано с тем, что в отличие от цапель, колпицы и каравайки совершают более быстрый полет, используя его главным образом для перемещения с одного кормового места на другое, а при сборе корма больше пользуются осязанием, чем эрением (Кокшайский, 1959). Очевидно, и по анатомическим особенностям глаз они приближаются к веслоногим птицам ближе, чем к другим голенастым. Оптические оси глаз у веслоногих и голенастых птиц направлены слегка вниз, что связано с особенностями сбора ими корма и, бесспорно, помогает этим птицам ориентироваться по наземным предметам при горизонтальном полете параллельно поверхности земли или воды любой формой стаи.

Полет фламинго совершается небольшими группами (2—15 птиц) и большими стаями, которые, как правило, не превышают 250 особей. состоя чаще из 100-150 птиц (Молодовский, 1963), хотя во время массового осеннего отлета на оз. Тенгиз встречаются стаи фламинго до тысячи и более птиц (Андрусенко, 1986). Смешанных стай фламинго не образуют. В полете птицы издают характерное гоготанье. Их длинные ноги и шея вытянуты в одну линию, а крылья совершают ритмические взмахи без планирования. При стайном полете птиц встречаются почти все разновидности скученных и линейных построений (Молодовский, 1979б). Большие стаи птиц часто перемещаются в виде бесформенного облака (рыхлое скученное построение), а относительно небольшие стаи совершают полет в форме различных сложных угловых построений: двойных и тройных углов и клиньев, многоступенчатых углов («лесенок») и т. д. Однако при попутном или боковом ветре у них нередко наблюдаются шеренги («фронт») и цепочки (лёт «гуськом»). Стойкость линейных построений у фламинго объясняется, как и у бакланов, монофовеальным зрением с ленточным типом ареа и относительно небольшой зоркостью птиц.

Андрусенко Н. Н. Осенние миграции фламинго в СССР // Миграции птиц в Азии.— Новосибирск: Наука.— 1986.— С. 150—158

восибирск: Наука.— 1986.— С. 150—158.

Брауде М. И. Эколого-морфологический анализ особенностей зрения птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Свердловск, 1968.— 31 с.

Брауде М. И. Видоспецифические морфологические особенности глаза птиц (на примере семейства LARIDAE и STERNIDAE) // Зоол. журн.— 1969.— 48, вып. 10.— С. 1517—1525.

- Житков Б. М., Бутурлин С. А. О строе перелетных птиц // Дневник кружка любителей певчей и др. вольной птицы. — 1907. — 5. — С. 19—31.
- Карташев Н. Н. Некоторые особенности строения глаза птиц// Орнитология.— 1974.— Вып. 11.— С. 40—53. Карташев Н. Н. Некоторые особенности зрения птиц// Там же.— 1976.— Вып. 12.—
- C. 166-177.
- Кокшайский Н. В. О морфо-функциональных различиях летательного аппарата ибисов и цапель // Тр. І конф. молодых науч. сотрудников Московских морфологических лабораторий.— М., 1959.— С. 124—126.

 Мензбир М. А. Птицы России.— М.: Типолит. т-ва И. Н. Кушнеров и К°.— 1895.—
- T. 1/2.— 1120 c.
- Молодовский А. В. Флами. вып. 5.— С. 1885—1886. Фламинго на Южном Мангышлаке // Зоол. журн. — 1963. — 42,
- Молодовский А. В. Формы птичьих стай в полете во время миграций // Материалы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М.: Изд-во МГУ. 1975а. Ч. 1. С. 77-80.
- Молодовский А. В. Влияние ветра на форму птичьих стай и характер их полета в период миграций // Там же.— 1975б.— С. 80—82.

 Молодовский А. В. Экологические основы стайного построения птиц в полете // Мате-
- риалы совещ. по промысловой орнитологии. М., 1976. С. 18—21.
- Молодовский А. В. Ряды трансформационных стайных построений птиц в полете: Тез.
- докл. 7 Всесоюз. орнитол. конф.— Киев: Наук. думка.— 1977.— Ч. І.— С. 283—285. Молодовский А. В. К вопросу об экологических основах стайного построения птиц в полете // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сб.// ГГУ.— Горький, 1978а.— C. 154—159.
- Молодовский А. В. О связи стайного построения птиц в полете в период миграции с некоторыми особенностями их зрения // Вторая Всесоюз, конф. по миграции птиц. Ч. 1.— Алма-Ата: Наука, 1978б.— С. 45—47.
- Молодовский А. В. Некоторые особенности эрения птиц и их стайные построения в по-
- лете // Зоол. журн.— 1979а.— 58, вып. 5.— С. 685—692. Молодовский А. В. Стайные построения птиц в полете на зимовках в Кызыл-Агачском государственном заповеднике // 50 лет Кызыл-Агачскому заповеднику: Тез. докл. науч. сессии. — Ленкорань, 19796. — С. 13-15.
- Молодовский А. В. Простые формы птичьих стай // Орнитология 1980. Вып. 15. C. 94-103.
- Молодовский А. В. Сложные формы птичьих стай // Там же.— 1981,— Вып. 16.— C. 51-57.
- Молодовский А. В. Экологические основы группового полета птиц // XVIII Междунар. орнитол. конгр.: Тез. докл. и стендовых сообщений.— М.: Наука, 1982.— С. 203. Молодовский А. В. К методике изучения стайной миграции птиц// Наземные и водные
- экосистемы: Межвуз. c6.//ГГУ.— Горький, 1985a.— C. 16—25. Хюммель Д. Аэродинамические аспекты стайных полетов у птиц // XVIII Междунар. орнитол. конгр.: Тез. докл. и стендовых сообщений. - М.: Наука, 1982. -
- C. 108—109. Шулейкин В. В. К динамике стаи (изучение движения стаи журавлей и косяка рыбы на Черноморской гидрофизической станции) // Изв. АН СССР. Отд. матем. и
- естеств. наук.— 1935.— № 6/7.— С. 985—995. Якоби В. Э. О приспособительном значении стайного поведения птиц // Тр. V Прибалт.
- орнитол. конф.— Таллин: Валгус, 1967.— С. 144—151.

 Berger M. Formationsilug ohne Phasenbezilhung der Flügelschläge // J. Ornithol.— 1972.—

- 113.—P. 161—169.

 Hainsworth F. R. Precision and dynamics of positioning by Canada geese flying in formation // J. Exp. Biol.—1987.—128.—P. 445—462.

 Hainsworth F. R. Induced drag savings from ground effect and formation flight in brown pelicans // Ibid.—1988.—135.—P. 431—444.

 Heppner F. H., Convissar J. L., Moonan E. Jr., Anderson J. G. T. Visual angle and formation flight in Canada Geese (Branta canadensis) // Auk.—1985.—102.—
- P. 195-198.
- Higdon J. J. L., Corrsin S. Inducerd drag of a bird flock// Amer. Natur.— 1978.— 112.— P. 727—744.
- Hummel D. Die Leistungsersparnis beim Verbandsflug // J. Ornithol.— 1973.— 114.
- Hummel D. Die Leistungsersparnis in Flugformationen von Vögeln mit unterschieden in Größe, Form und Gewicht // Ibid.— 1978.— 119.— S. 52—73.
- Hummel D. Aerodynamic aspects of formation flight in Birds // J. Theor. Biol. 1983. 104.— P. 321—347.

 Lissaman P. B. S., Schollenberger C. Formation flight of birds // Science.— 1970.— 168.—
- P. 1003—1005.

 Molodovsky A. V. Ecological foundations of flock-flyng of birds// Acta 18 Congr. Internat. ornith.— 1985.— 2.— P. 1148.
- O'Malley J. B. E., Evans R. M. Structure and behavior of white pelican formation flocks //
- Can. J. Zool.— 1982.— 60.— P.1388—1396.

 Williams T. C., Klonowski T. J., Berkeley P. Angle of Canada goose flight formation measured by radar // Auk.— 1976.— 93.— P. 554—559.
- Горьковский университет